ADANSONIA, ser. 2, **10** (2) 1970.

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON CHEZ QUELQUES CYPÉRACÉES AFRICAINES

par Marc JUGUET[1]

RÉSUMÉ : L'auteur a étudié l'embryogenèse de sept Cypéracées africaines : *Ascolepis capensis* (Kunth.) Ridl., *Lipocarpha chinensis* (Osb.) Kern, *Mariscus Sieberianus* Nees ex C. B. Cl., *Hypolytrum heteromorphum* Nelmes, *Mapania Linderi* Hutch. ex Nelmes, *Mapania Coriandrum* Nelmes, et *Scleria verrucosa* Willd. Ce travail permet de préciser leur degré d'évolution qui est comparé à celui des espèces étudiées auparavant.

SUMMARY : The author considered the embryogeny of seven African *Cyperaceae*: as *Ascolepis capensis* (Kunth.) Ridl., *Lipocarpha chinensis* (Osb.) Kern, *Mariscus Sieberianus* Nees., *Hypolytrum heteromorphum* Nelmes, *Mapania Coriandrum* Nelmes, *Mapania Linderi* Hutch. ex Nelmes and *Scleria verrucosa* Willd. The respective degrees of their evolution, which can be compared to that of the previously examined *Cyperaceae* may be defined thanks to that survey.

INTRODUCTION

Dans des publications précédentes, nous avons rappelé les principaux travaux effectués sur l'embryon des Cypéracées et principalement montré comment l'embryogénie pouvait établir les niveaux évolutifs des différentes espèces et contribuer ainsi à la systématique de la famille (**9** à **16**). Le présent travail porte sur les tribus des Scirpées, des Cypérées, des Hypolytrées et des Sclériées[2].

1. Laboratoire de Botanique et d'Embryologie. Faculté des Sciences d'Amiens. 33, rue Saint-Leu, 80-Amiens - France.

2. Nous utiliserons ici la classification de CLARKE (4). Les échantillons d'*Ascolepis*, *Lipocarpha*, *Mariscus* et *Scleria* proviennent de stations naturelles du Cameroun. Nous remercions M. A. MEURILLON qui a bien voulu les récolter et nous les faire parvenir. Nous avons toujours trouvé le meilleur accueil auprès de M. J. RAYNAL, assistant au Muséum national d'Histoire naturelle, qui a déterminé nos échantillons. Il nous a également procuré des graines de *Mapania Linderi* Nelmes et a permis nos récoltes de *Mapania Coriandrum* Hutchinson ex Nelmes et d'*Hypolytrum heteromorphum* Nelmes, cultivés à la Faculté des Sciences d'Orsay par M. EHRMANN. Nous l'en remercions vivement. Nous exprimons tous nos remerciements à M. le Pr J.-F. LEROY, qui a bien voulu favoriser la publication de ces résultats dans *Adansonia*.

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Botanique et d'Embryologie de la Faculté des Sciences d'Amiens sous la direction de M. le Pr A. LEBEGUE. Qu'il soit ici remercié pour les conseils et les encouragements qu'il nous a toujours prodigués.

Source : MNHN, Paris

La tribu des Scirpées montre des variations embryogéniques importantes et la position de certains genres y est discutée. Par exemple, *Ascolepis* rangé jadis dans les Hypolytrées par BENTHAM et HOOKER (**1**) puis PAX (**24**), et encore récemment par HUTCHINSON (**8**) a été placé dans les Scirpées par CLARKE (**4**) et KOYAMA (**19**). De même, la position de *Lipocarpha* a fait l'objet de discussions récentes (**17, 18, 25, 29**). Aussi nous a-t-il semblé intéressant d'étudier le développement de l'embryon chez *Ascolepis capensis* (Kunth.) Ridl. et *Lipocarpha chinensis* (Osb.) Kern.

Parmi les Cypérées, nous avons observé l'embryogenèse de *Mariscus Sieberianus* Nees ex. C.B. Cl.; le seul genre *Cyperus* sensu stricto avait, jusqu'ici, fait l'objet d'études assez détaillées (**5, 23, 27**).

Pour certains auteurs, la tribu des Hypolytrées est la plus primitive de la famille (**7, 17**). Aucune recherche embryogénique n'y a été menée à ce jour. Nous avons étudié en détail le développement du jeune sporophyte chez *Hypolytrum heteromorphum* Nelmes; quelques embryons de *Mapania* ont également été examinés.

L'embryogenèse des Sclériées est inconnue. Malgré la rareté des fécondations, nous avons pu décrire quelques embryons de *Scleria verrucosa* Willd.

PARTIE DESCRIPTIVE

Ascolepis capensis (Kunth) Ridl[1] (Pl. 1 et 2).

A notre connaissance, le genre *Ascolepis* n'a fait l'objet d'aucune recherche embryogénique. Chez *Ascolepis capensis*, seule la morphologie de l'embryon adulte a été examinée par VAN DER VEKEN (**29**).

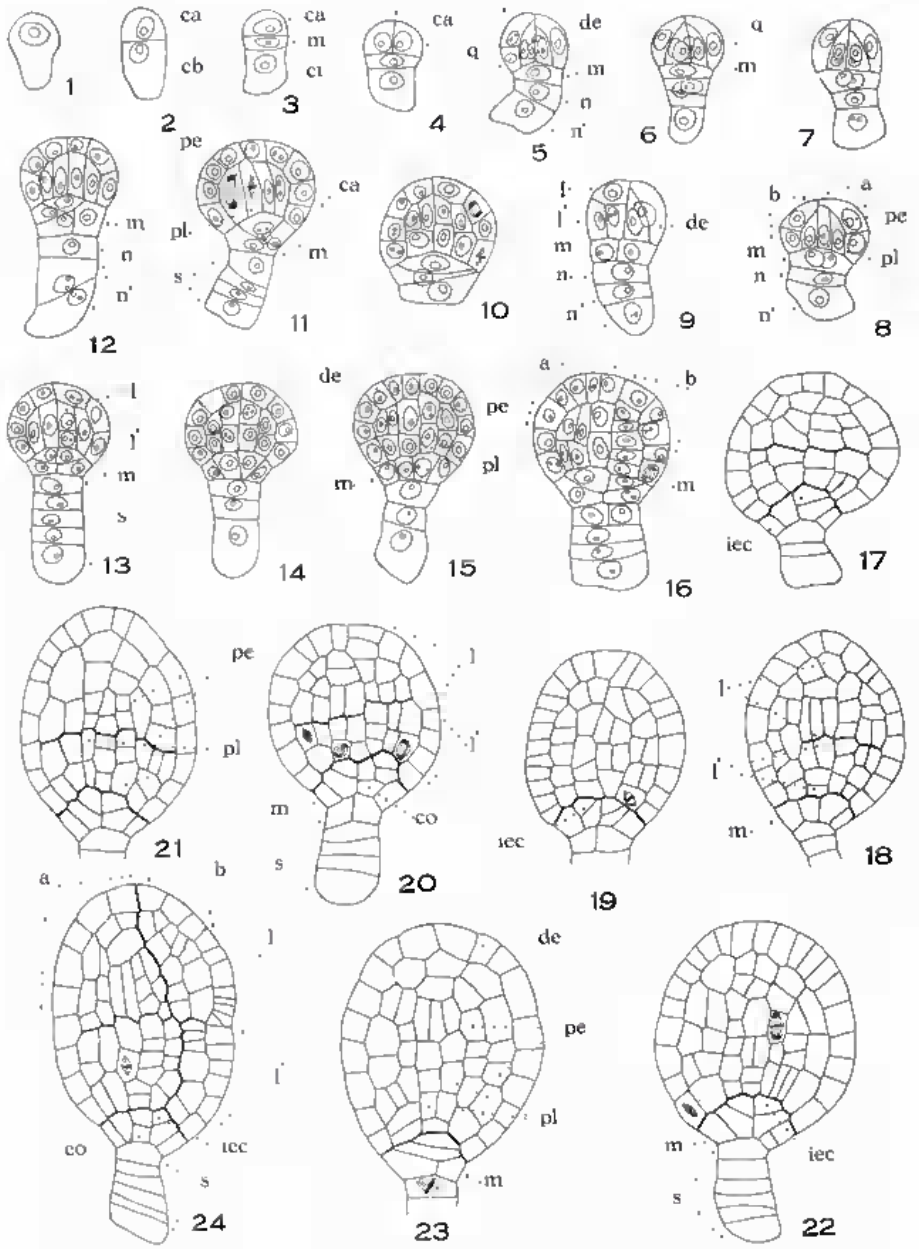
Renflé à son extrémité supérieure, le zygote se sépare en une cellule apicale *ca* et une cellule basale *cb* (fig. 1 et 2). La cellule basale se segmente avant la cellule apicale, donnant deux éléments superposés *m* et *ci* (fig. 3). Le blastomère apical se cloisonne ensuite verticalement engendrant ainsi deux éléments juxtaposés. On aboutit alors à la formation d'une tétrade en T, morphologiquement de la série A_2 (fig. 4) mais dont les blastomères supérieurs sont hétérodynames, comme nous allons le voir.

Nous envisageons séparément le devenir des trois étages du proembryon tétracellulaire.

Des cloisons méridiennes perpendiculaires à la membrane verticale déjà en place, séparent chacune des cellules supérieures de la tétrade en deux éléments juxtaposés, formant les quadrants. Chacun de ces quatre blastomères circumaxiaux se cloisonne tangentiellement isolant ainsi une cellule centrale du dermatogène (fig. 5). Cet histogène se divisera ensuite radialement. Il ne se forme donc pas d'octants superposés. L'embryon dessiné dans la figure 9 a été la seule exception rencontrée; une

1. Récolté à Djuttitsa, Monts Bamboutos, Cameroun. *Meurillon* C.N.A.D. *1211*.

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — **Ascolepis capensis** (Kunth) Ridl. (fig. 1 à 24), embryogénie : *ca* et *cb*, cellules apicale et basale; *m* et *ci*, cellules filles de *cb*; *n* et *n'*, cellules filles de *ci*; *q*, quadrants ou étage des quadrants; *de*, dermatogène; *a* et *b*, les deux cellules supérieures, hétérodynames, de la tétrade; *l* et *l'*, étages supérieur et inférieur issus de *q*; *pe*, périblème; *pl*, plérome; *iec*, initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire; *co*, initiales de la coiffe; *s*, suspenseur (× 360).

Source : MNHN, Paris

membrane horizontale a séparé deux étages superposés *l* et *l'* dans un des quadrants, le dermatogène est isolé en *l'*.

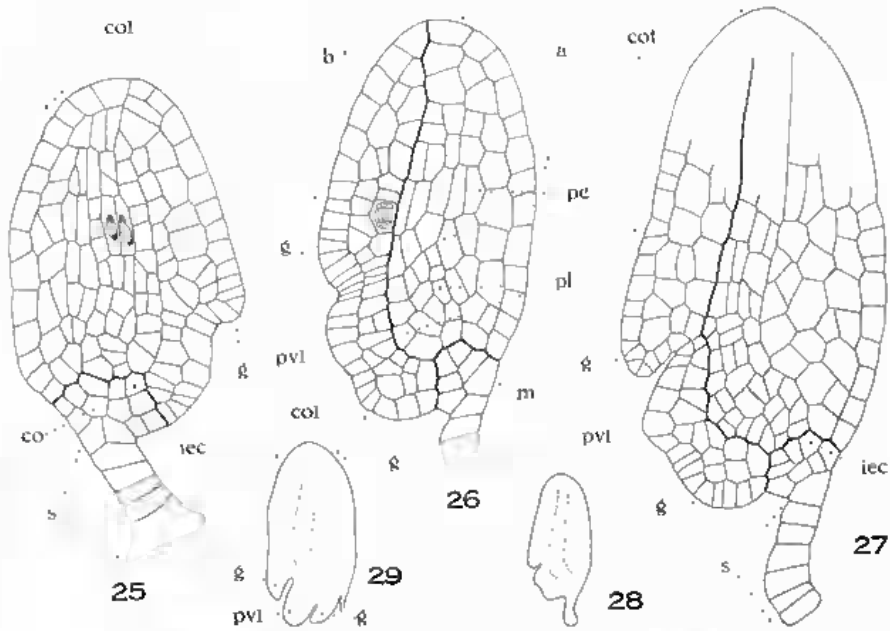
Dans la suite du développement, la symétrie dorsi-ventrale notée chez l'embryon adulte (**29**) apparaît progressivement. Le proembryon perd très rapidement sa symétrie axiale. Ainsi rencontre-t-on des figures différentes selon l'orientation sagittale ou frontale des coupes, comme nous l'avons déjà montré chez *Cyperus fuscus* L. (**15**) ou chez une Juncacée (*Luzula pilosa* (L.) Willd., **14**). Dans les sections sagittales (fig. 8, 10, 16, 24, à 29), le plan formé par la membrane commune aux deux éléments supérieurs de la tétrade est déporté vers le côté où s'édifiera le point végétatif de la tige. Les cellules centrales issues d'un des deux blastomères supérieurs de la tétrade, *b*, sont d'abord séparées en deux étages superposés *l* et *l'*; ceux-ci prennent ensuite des parois horizontales (fig. 10 et 16). L'absence de cloisonnements tangentiels dans la partie supérieure de *l'* entraîne la formation d'un replat puis d'une dépression, enfin d'une fente : la fente cotylédonaire (fig. 24 à 27). Des divisions périclines dans l'étage *l* puis dans la région moyenne et inférieure de *l'* édifient d'abord la zone supérieure de la gaine cotylédonaire aux dépens de *l* (fig. 25), puis, le point végétatif et la zone inférieure de la gaine cotylédonaire aux dépens de *l'* (fig. 26 et 27). Comme chez les espèces étudiées par ailleurs, les cellules centrales issues de *b* n'édifient pas de plérome, tout au moins dans les stades du développement que nous avons pu examiner. Par contre, les deux blastomères axiaux issus de l'autre élément supérieur de la tétrade, *a*, se divisent verticalement, isolant, d'emblée, le périblème et le plérome. Ces deux histogènes sont visibles d'un seul côté du plan séparant les deux éléments supérieurs de la tétrade dans les coupes sagittales (fig. 8); dans les sections frontales (fig. 11 à 15, 19), ils sont reconnaissables des deux côtés, le plan de symétrie de la coupe et celui de l'embryon sont alors confondus en un seul, formé, non pas par la membrane qui sépare les deux blastomères supérieurs de la tétrade, mais par la paroi qui a isolé les deux quadrants de l'élément *a*. Dans les deux cellules histogènes, des mitoses verticales visibles dans la figure 11 isolent, comme pour les éléments circum axiaux issus de *b*, les deux étages *l* et *l'* (fig. 13 à 16); le premier édifie le cotylédon avec la plus grande partie de son homologue issu de *b*, tandis que le deuxième engendre l'hypocotyle et participe à l'édification du futur sommet radiculaire, par sa portion basale, avec celle de son homologue issu de *b*. Dans le plan axial de l'embryon, des divisions longitidunales et transversales affectent, dans le périblème et le plérome issu de *a*, les blastomères de l'étage *l'*; elles contribuent, avec les cloisonnements anticlines de l'étage *l'* issu de *b*, à la torsion de l'embryon, qui, à l'état adulte, est du type *Cyperus* (fig. 29).

L'étage *m* présente trois types de segmentation.

Comme c'est le cas le plus fréquemment chez les Cypéracées, il peut d'abord prendre une paroi verticale qui détermine deux éléments juxtaposés (fig. 7 à 9). Chacun d'eux se divise ensuite verticalement, amenant ainsi la formation de quatre cellules circumaxiales. Ces blastomères se segmentent tangentiellement isolant une cellule périphérique

Source : MNHN, Paris

et un blastomère central (fig. 15). Ce dernier présente quadre modes de cloisonnement. Par une membrane oblique qui s'appuie sur la limite des étages *m* et *q* d'une part, et sur des membranes verticales cruciales d'autre part, il isole une initiale de position de l'écorce au sommet radiculaire (fig. 17, 22). Cette dernière se divisera rarement (fig. 25). Il peut encore se cloisonner obliquement mais cette fois en prenant une paroi qui s'appuie sur la limite des étages *m* et *q* et sur une cellule périphérique comme chez l'*Eriophorum angustifolium* Honck. (**13**) (fig. 19 à gauche).



Pl. 2. — **Ascolepsis capensis** (Kunth) Ridl. (fig. 25 à 29), embryogénie (fin) : *col*, colylédon; *g*, graine colylédonaire; *pvl*, point végétatif de la tige (× 360; × 85 pour la fig. 28 d'où est tiré le détail de la fig. 27, et pour la fig. 29).

D'autres fois, il se segmente horizontalement. La cellule supérieure ainsi mise en place, forme, par deux cinèses perpendiculaires, une initiale de l'écorce au sommet radiculaire morphologiquement très proche des initiales fonctionnelles mises en évidence chez l'*Eriophorum angustifolium* (fig. 20). Le blastomère central peut enfin se diviser verticalement (fig. 24 à gauche). Dans ces quatre types de cloisonnement, les cellules inférieures joueront le rôle d'initiales de la coiffe.

L'étage moyen, *m*, de la tétrade ou une de ses deux cellules filles juxtaposées sont parfois séparées par une paroi en verre de montre (fig. 16, 23, 27) qui isole précocement l'assise des initiales de l'écorce et celle de la coiffe.

L'étage *m* peut enfin se diviser obliquement (fig. 11, 12). On assiste alors rapidement à la mise en place d'une cellule axiale qui pourrait être à l'origine des initiales de l'écorce.

Source : MNHN, Paris

Quel que soit son mode de segmentation, l'étage *m* engendre toujours les initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire et les initiales de la coiffe. Dans de rares cas, il pourrait mettre en place des initiales de l'écorce fonctionnelles.

L'étage inférieur de la tétrade *ci*, se sépare horizontalement en deux blastomères superposés *n* et *n'*. *n'* subit ensuite des cloisonnements horizontaux tandis que *n* ou, peut-être, dans certains cas, sa cellule-fille supérieure se segmente verticalement de manière plus ou moins precoce (fig. 20, 23, 25). Le suspenseur est filamenteux et conserve un développement moyen. Nous avons rencontré un embryon qui ne présente pas de suspenseur (fig. 10). Sa partie inférieure qui ne montre aucune cellule dégénérescente, est en contact direct avec les éléments de nucelle qui persistent, à ce stade, dans la région micropylaire.

Lipocarpha chinensis (Osb.) Kern[1] (Pl. 3).

L'embryogenèse du genre *Licocarpha* n'a fait jusqu'ici l'objet d'aucune recherche. Seul, l'embryon adulte a été décrit par Van der Veken (**29**).

Il se forme d'abord une tétrade (fig. 1 à 3) puis, dans la partie supérieure, des quadrants (fig. 4). Chacun de ceux-ci isole d'emblée le dermatogène. Nous n'avons pas rencontré d'octants superposés. Les processus de segmentation dans l'étage des quadrants sont les mêmes que ceux qui ont été décrits chez *Ascolepis* ou chez *Cyperus* par exemple. La symétrie dorsi-ventrale est visible dès la coupe sagittale figurée en 7; on peut suivre son évolution sur les sections sagittales dessinées en 8, 14, 15, 17 à 23. Les coupes frontales 9 à 13 montrent le plan de symétrie de l'embryon. On assiste dans la figure 7 à la séparation du périblème et du plérome aux dépens d'un blastomère central de *a*, puis en 8, 9 et 10 à la mise en place des étages *l* et *l'*. L'étage *l* engendrera le cotylédon et la zone supérieure de la gaine cotylédonaire, *l'* édifiera l'hypocotyle, le point végétatif de la tige, la zone inférieure de la gaine cotylédonaire et participera à la mise en place du sommet radiculaire. L'embryon adulte est du type *Cyperus*.

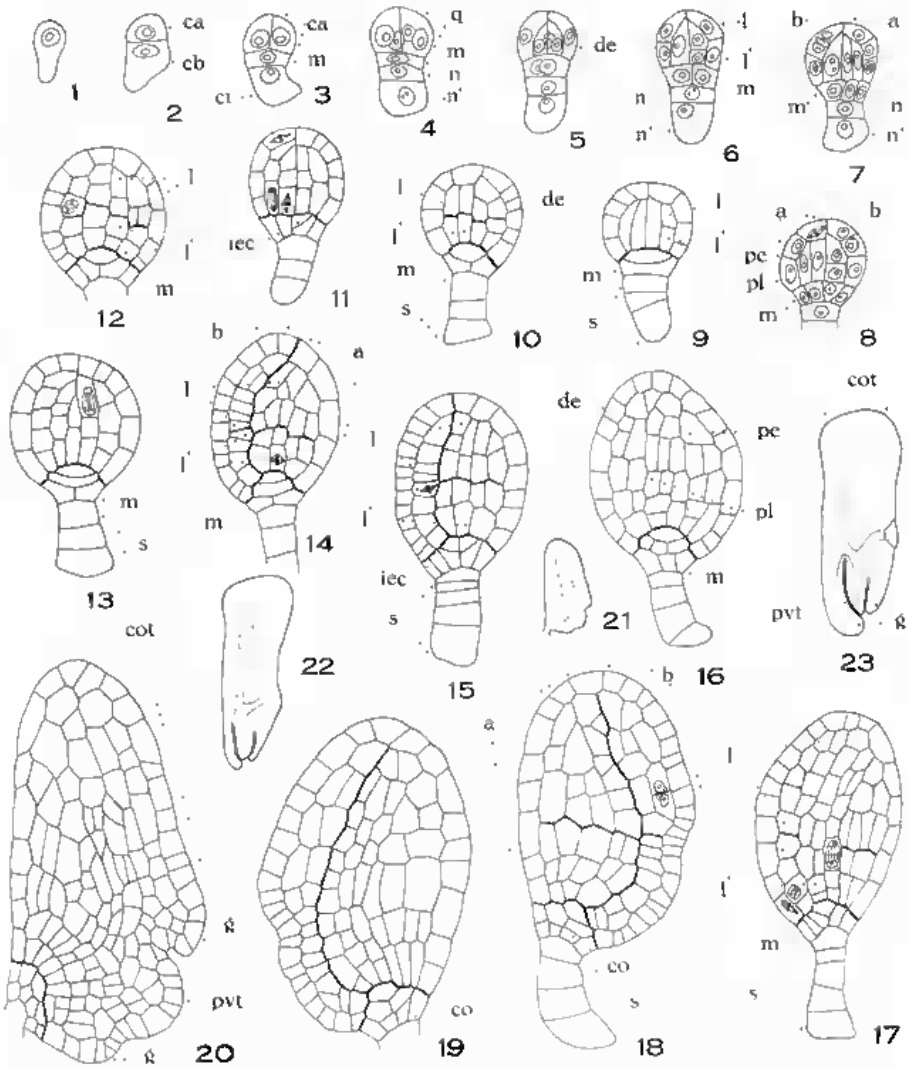
L'étage moyen de la tétrade prend plus rapidement de l'importance que chez *Ascolepis*. Il présente deux types de segmentation. La cellule *m* semble toujours se séparer en deux éléments juxtaposés grâce à une membrane plus ou moins verticale (fig. 5, 6, 7, 17). Ces deux cellules ou seulement l'une d'elles peuvent se cloisonner obliquement, la paroi ainsi formée prenant appui sur la limite des étages *m* et *q* d'une part et sur la cloison verticale de *m*. Ce mode de division explique la figure en verre de montre dessinée en 9. La cellule supérieure semble encore, parfois, se cloisonner de la même façon (fig. 13, 14, 16). Dans les autres cas (fig. 10, 12, 13, 14, 16), il est impossible de déterminer si c'est le blasto-

1. Récolté à Dschang, Cameroun. *Meurillon* C.N.A.D. *770*.

Source : MNHN, Paris

mère *m* ou une de ses cellules filles qui s'est aussi segmenté en verre de montre.

Les deux cellules de l'étage *m* peuvent aussi prendre une paroi



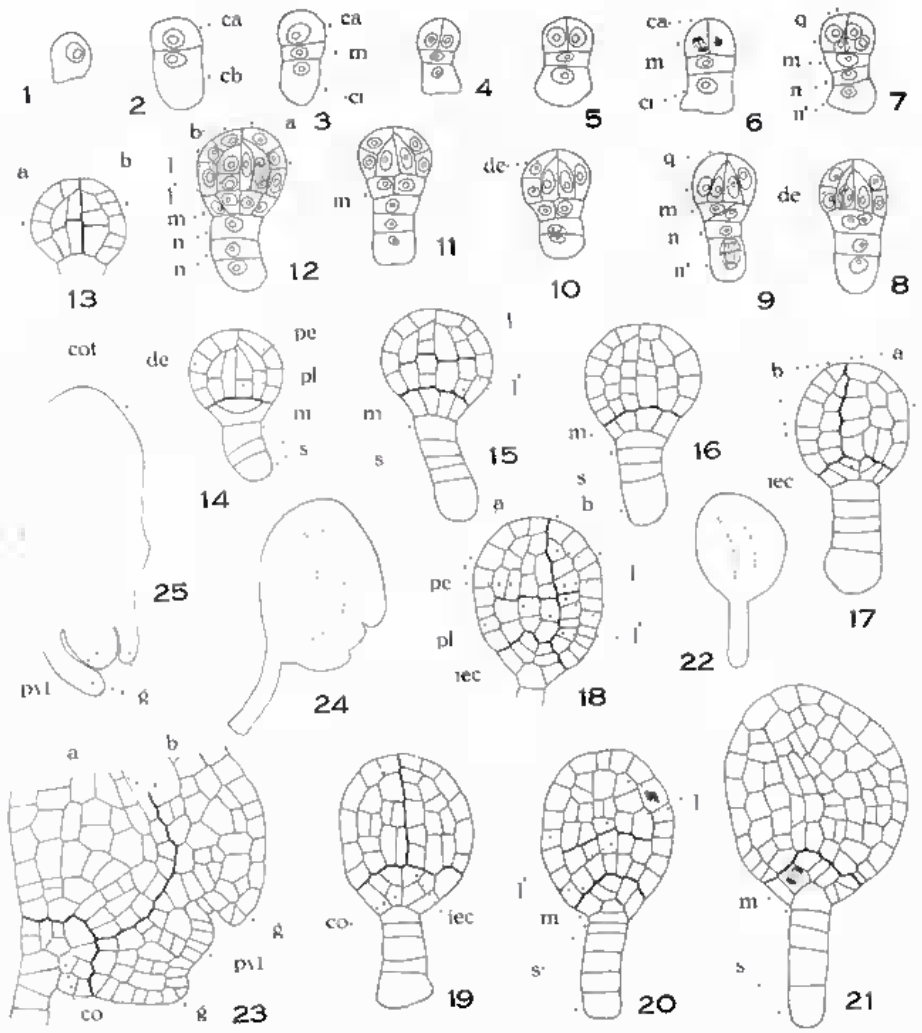
Pl. 3. — **Lipocarpha chinensis** (Osb.) Kern (fig. 1 à 23), le développement de l'embryon (× 360; × 85 pour la fig. 21 qui représente l'embryon figuré en 20, et pour les fig. 22 et 23).

méridienne perpendiculaire à la cloison déjà formée. Les quatre cellules circumaxiales se divisent alors tangentiellement. Les éléments internes se segmentent obliquement grâce à une membrane qui s'appuie sur la limite des étages *m* et *q* d'une part et sur une cloison verticale axiale

Source : MNHN, Paris

d'autre part. Les initiales de position de l'écorce sont alors mises en place (fig. 8, 15).

Quel que soit son mode de cloisonnement, l'étage *m* édifie toujours



Pl. 4. — **Mariscus Sieberianus** Nees ex C.B. Cl. (fig. 1 à 25), embryogénie (× 360; × 150 pour les fig. 22 et 24 d'où sont tirés respectivement les détails des fig. 21 et 23, et pour la fig. 25).

les initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire et celles de la coiffe. Nous avons schématisé dans la figure 23 le territoire formé par la cellule *m*.

Le blastomère inférieur de la tétrade engendre un suspenseur assez réduit qui demeure unisérié.

Source : MNHN, Paris

Mariscus Sieberianus Nees ex C.B. Cl.[1] (Pl. 4).

Le genre *Mariscus* et particulièrement l'espèce *Mariscus Sieberianus* ont seulement fait l'objet de recherches embryographiques (**29**).

Le proembryon se développe suivant les lois que nous avons mises en évidence pour les précédentes espèces. La tétrade appartient morphologiquement à la série A_2 (fig. 5). En cours d'édification dans la figure 6, les quadrants sont isolés en 7. Le dermatogène s'individualise ensuite (fig. 8 à 11) puis on passe au stade proprement embryonnaire avec l'acquisition de la symétrie dorsi-ventrale (fig. 12). Celle-ci est due à l'inégalité du développement entre les blastomères centraux issus de *a* qui engendrent du plérome alors que ceux issus de *b* n'en forment pas (fig. 12). Les étages *l* et *l'* s'individualisent alors (fig. 12, 13). Les figures 12, 13, 18 et 23 correspondant à des sections sagittales, montrent le développement de la symétrie dorsi-ventrale, tandis que les embryons dessinés en 14, 15, 16 et 19 par exemple, coupés frontalement, mettent en évidence le plan de symétrie de l'embryon. La destinée des étages *l* et *l'* est similaire à celle que nous avons définie dans les deux espèces précédentes. L'embryon adulte est du type *Cyperus*.

L'étage *m* peut se segmenter verticalement ou obliquement. Dans le premier cas, le déroulement des divisions est analogue à celui que nous avons déjà décrit (fig. 10 à 12 et 15 à 19). Chez l'embryon représenté en 14, l'étage moyen de la tétrade montre quatre cellules sur deux plans. Il est possible que la cloison initiale de *m* ait été verticale, dans le plan de l'observation. Dans le deuxième type, l'étage *m* (fig. 9, 20, 21) se segmente obliquement; les coupes longitudinales montrent alors une seule initiale de l'écorce. Les variations dans la segmentation n'affectent pas la destinée de l'étage qui engendre toujours les initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire et les initiales de la coiffe.

L'étage *ci* est à l'origine d'un suspenseur filamenteux, unisérié et moyennement développé.

Hypolytrum heteromorphum Nelmes[2] (Pl. 5 et 6).

L'embryologie des Hypolytrées n'a fait, à notre connaissance, l'objet d'aucune publication. Van der Veken signale seulement que l'embryon n'est pas différencié (**29**).

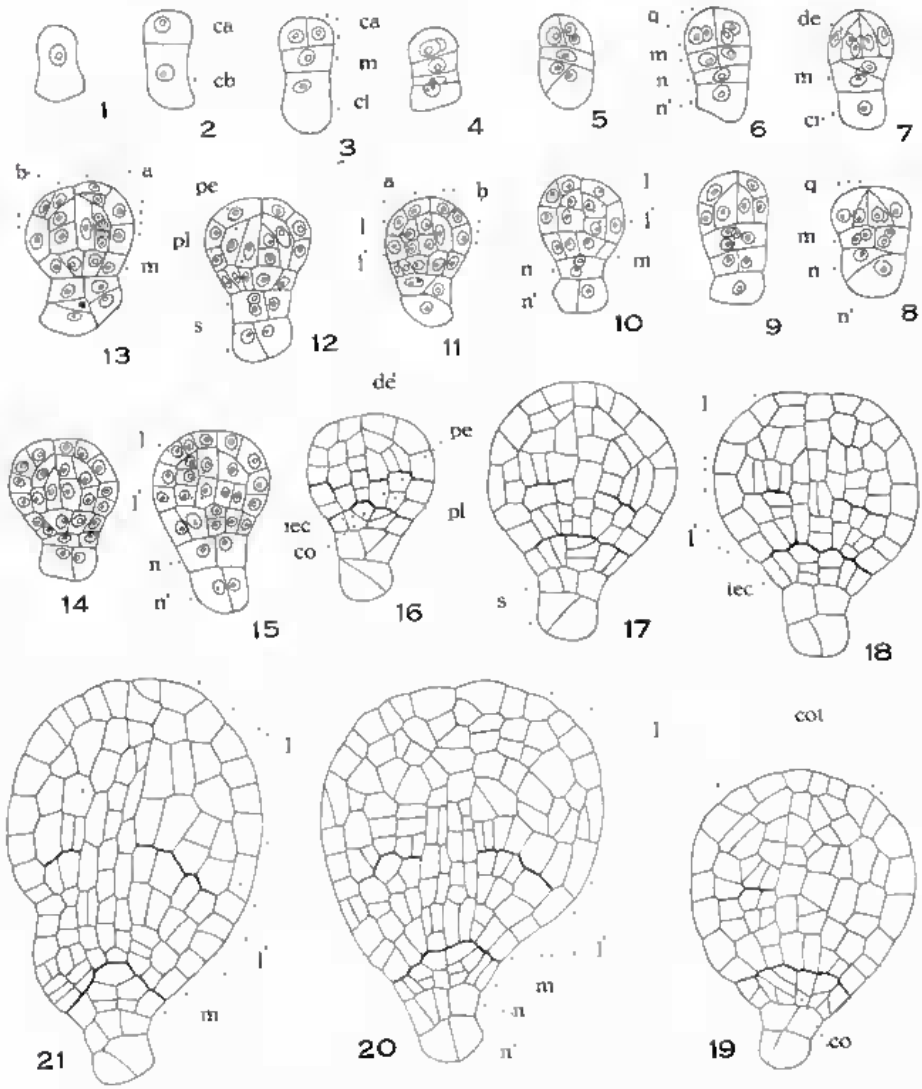
Il s'édifie d'abord une tétrade qui possède deux éléments supérieurs juxtaposés, séparés par une membrane verticale ou à peine oblique et deux blastomères inférieurs superposés (fig. 1 à 5).

Les deux blastomères apicaux prennent chacun une paroi verticale méridienne, engendrant quatre cellules circumaxiales : les quadrants (fig. 6). Il ne se forme pas d'octants superposés mais, par une première division péricline, chaque quadrant isole d'emblée le dermatogène d'un

1. Récolté à Dschang, Cameroun. *Meurillon* C.N.A.D. *1296*.
2. Espèce cultivée en serres, récoltée près d'Ebolowa, Cameroun. *J. et A. Raynal 9671*.

Source : MNHN, Paris

blastomère central, circumaxial. Les cellules centrales issues de l'élément *a*, subissent un nouveau cloisonnement péricline qui isole le périblème et le plérome. Ces deux histogènes sont visibles d'un seul côté du plan qui

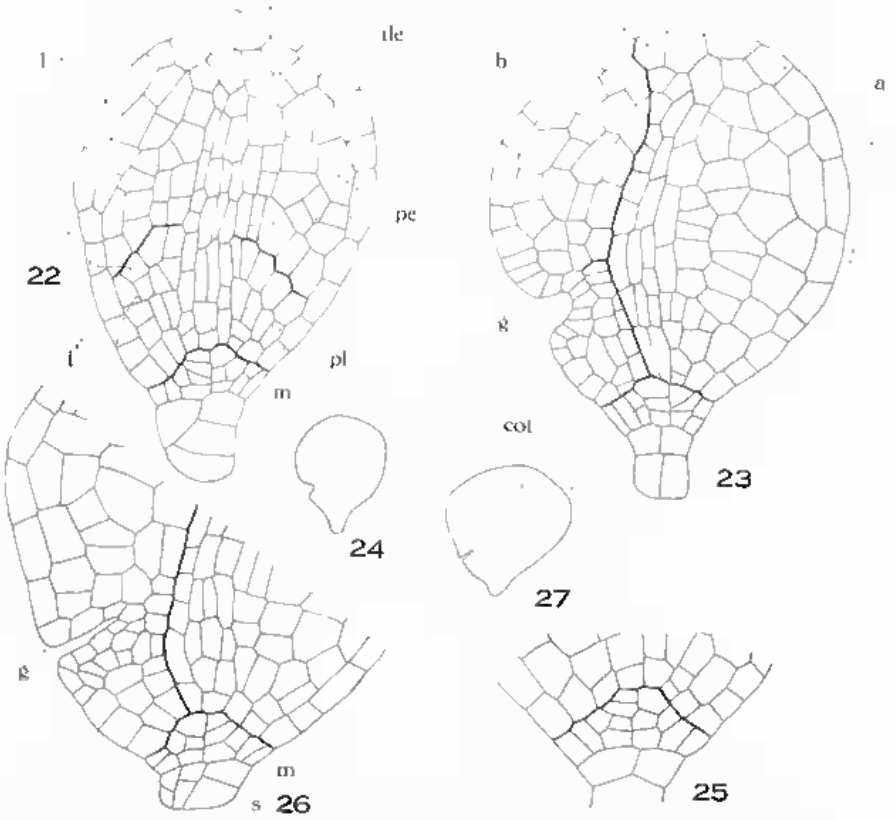


Pl. 5. — Hypolytum heteromorphum Nelmes (fig. 1 à 21), les étapes de l'embryogenèse, précédant la formation de la gaine cotylédonaire (× 360).

sépare les deux éléments supérieurs de la tétrade dans les embryons coupés sagittalement, montrant ainsi la symétrie dorsi-ventrale des jeunes sporophytes (fig. 11, 13, 21). On peut les distinguer de part et d'autre du plan de symétrie embryonnaire dans les sections frontales passant par les deux éléments issus de *a* (fig. 12, 14). Dans les cellules ainsi formées,

Source : MNHN, Paris

des cinèses verticales isolent les étages *l* et *l'* (fig. 11 à 14). Ces derniers se divisent généralement en deux assises superposées (fig. 16 à 18). L'embryon de la figure 22 est coupé selon un plan intermédiaire entre le plan frontal et le plan sagittal; nous y avons figuré en pointillé la fente cotylédonaire qui est située dans un plan légèrement différent du plan d'observation. Ce jeune sporohyte aux limites d'étages particulièrement nettes, montre bien, comme les sections sagittales 21, 23 et 26, que



Pl. 6. — **Hypolytrum heteromorphum** Nelmes (fig. 22 à 27), les derniers stades du développement (× 360; × 85 pour les fig. 24 et 27 qui correspondent respectivement aux embryons dessinés en 23 et 26).

la fente cotylédonaire se forme dans la partie supérieure de *l'*. Les deux étages *l* et *l'* ont donc la même destinée que dans les espèces envisagées ci-dessus. Bien que le faisceau de cellules procambiales soit légèrement arqué, on peut considérer que l'embryon adulte est droit (fig. 26, 27). Il possède une fente cotylédonaire profonde et étroite *sans point végétatif différencié*.

L'étage *m* se divise parfois obliquement (fig. 7). Cependant, dans la presque totalité des cas, il se segmente verticalement formant quatre cellules circumaxiales (fig. 6, 8, 9). Comme nous l'avons déjà vu, ces blasto-

Source : MNHN, Paris

mères isolent des cellules centrales (fig. 10 à 14) qui se séparent obliquement mettant ainsi en place des initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire et des initiales de la coiffe (fig. 16, 20). Les cellules centrales peuvent aussi se cloisonner verticalement (fig. 15, 18, 19 et 23). L'isolement des initiales est alors retardé d'une génération.

Le blastomère inférieur de la tétrade peut se séparer en deux cellules superposées qui se cloisonneront verticalement (fig. 6, 9 à 12, etc.). Il peut aussi, plus rarement, prendre une paroi plus ou moins oblique (fig. 8, 13, 22). Dans les deux cas, il édifie un suspenseur court et massif.

Mapania (Pl. 7).

La rareté du matériel ne nous a pas permis d'examiner tous les stades du développement dans le genre *Mapania*. Nous avons regroupé dans la planche VII les figures relatives au *Mapania Coriandrum* Nelmes[1] et au *Mapania Linderi* Hutchinson ex Nelmes[2].

Chez *Mapania Coriandrum*, il est fort probable que la cellule apicale et ses différents étages présentent les mêmes destinées que chez *Hypolytrum heteromorphum*. L'embryon adulte (fig. 7) n'a pas différencié de point végétatif de la tige. L'étage *m* prend un développement moins important que chez *Hypolytrum heteromorphum*. Le suspenseur est également massif.

Nous n'avons pu examiner que des embryons adultes de *Mapania Linderi*. Ils montrent la même architecture que chez *Mapania Coriandrum*, et, en particulier, n'ont pas édifié de point végétatif. Par contre, ils sont cytologiquement beaucoup plus différenciés, possédant des cellules très grandes et fortement vacuolisées. L'étage *m* est très peu développé et le suspenseur ne présente que deux éléments superposés.

Scleria verrucosa Willd[3] (Pl. 8).

Dans le genre *Scleria*, Margaret SCHNEIDER a décrit l'embryon adulte du *Scleria elata*. Le point végétatif de la tige y est différencié (**31**).

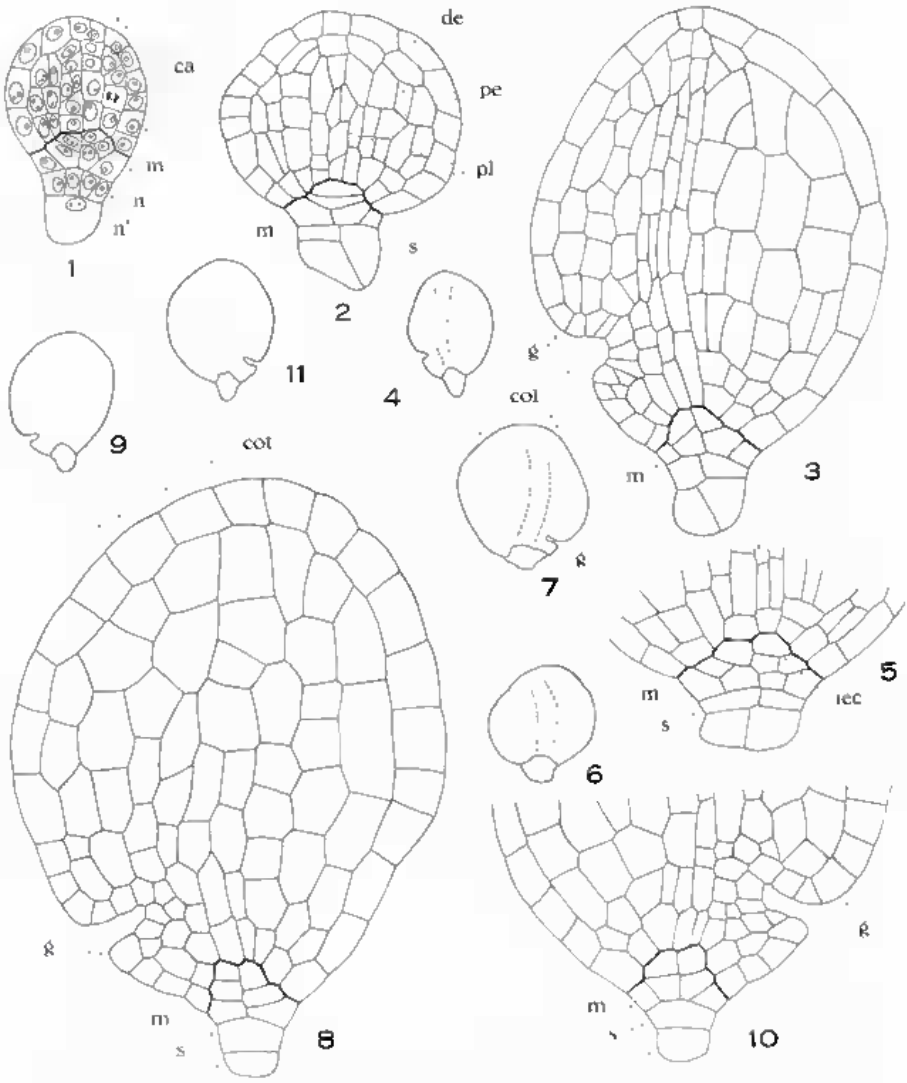
Malgré un matériel très abondant, nous n'avons pas pu suivre complètement l'embryogenèse du *Scleria verrucosa*. En effet, le nombre de fécondations est extrêmement réduit. Dans les échantillons utilisés, environ une inflorescence sur cinq possédait un à cinq akènes fécondés; ceux-ci se reconnaissent à leur teinte plus foncée par rapport aux autres fruits apparemment développés mais vides.

Dans la tétrade, la cellule apicale possède une membrane nettement oblique (fig. 1) ou verticale (fig. 2). Un plan de segmentation vertical (que ce soit celui des deux éléments supérieurs de la tétrade ou celui

1. Espèce cultivée en serres, récoltée en forêt du Banco, près d'Abidjan, Côte d'Ivoire. *J. et A. Raynal 13643.*
2. Récolté dans la forêt de Yapo, Côte d'Ivoire. *J. et A. Raynal 13618.*
3. Récolté à Ebolowa, Cameroun *Meurillon* C.N.A.D. *1215.*

Source : MNHN, Paris

des quadrants) se retrouve dans les figures 3 à 7; un plan oblique est visible dans la figure 8. Chez deux embryons (fig. 4 et 5), il s'est formé des octants superposés *l* et *l'* dans certains quadrants tandis que d'autres



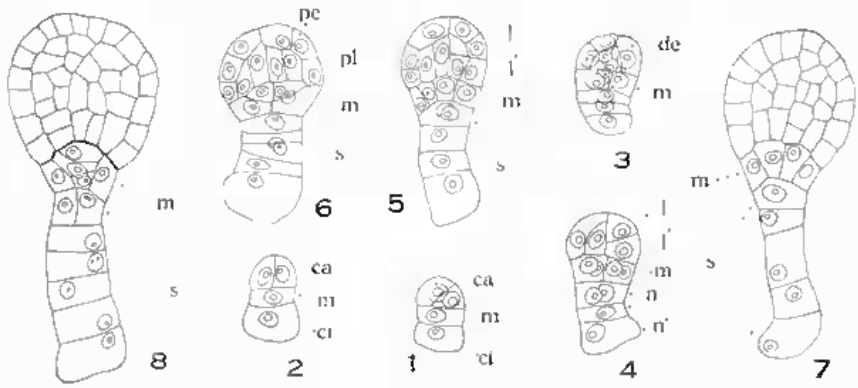
Pl. 7. — **Mapania Coriandrum** Nelmes (fig. 1 à 7), termes caractéristiques de l'embryogenèse (× 360; × 85 pour les fig. 4 et 6 d'où sont tirés respectivement les détails des fig. 3 et 5 et pour la fig. 7). *Mapania Linderi* Hulch. ex Nelmes, fig. 8 à 11, embryons adultes (× 360; × 85 pour les fig. 9 et 11 d'où sont tirés respectivement les détails des fig. 8 et 10).

voient le dermatogène (fig. 3) et les cellules histogènes de périblème et de plérome (fig. 5 et 6) individualisées avant les étages *l* et *l'*.

L'étage *m* présente trois types de segmentation. Dans les cas les plus nombreux (fig 3, 4, 5, 7), le blastomère moyen de la tétrade se

Source : MNHN, Paris

divise en quatre éléments circumaxiaux; ces derniers se cloisonnent tangentiellement Chez le jeune sporophyte dessiné en 6, il semble que l'étage *m* se soit divisé par une cellule en verre de montre. Il nous est



Pl. 8. — **Scleria verrucosa** Willd (fig. 1 à 8), stades caractéristiques du développement (× 360).

impossible d'interpréter avec certitude l'architecture rencontrée dans l'embryon de la figure 8.

La cellule inférieure de la tétrade engendre un suspenseur filamenteux, unisérié, sauf dans l'élément adjacent à l'étage *m*.

ANALYSE DES RÉSULTATS

Ascolepis capensis se place comme les autres Cypéracées précédemment étudiées, dans la première période et le mégarchétype IV; les destinées des blastomères de la tétrade ne correspondent pas à la définition du premier groupe embryogénique de Souèges. Cette espèce ferait plutôt partie d'une série de transition entre la série A_2 et la série B_2. Nous avons développé les arguments en faveur de la position intermédiaire créée par ce type de tétrade lors de l'étude du *Cyperus fuscus* L. Ils s'appliquent à toutes les espèces étudiées dans ce travail.

Ainsi que nous l'avons signalé, le genre *Ascolepis* est classé dans les Hypolytrées par Bentham et Hooker (**1**), Pax (**24**) et Hutchinson (**8**) et dans les Scirpées par Clarke (**4**) et Koyama (**19**). L'étude du développement chez les Hypolytrées écarte *Ascolepis capensis* de cette dernière tribu où l'embryon est essentiellement caractérisé par l'absence de différenciation du point végétatif. Cette espèce apparaît également plus ou moins éloignée des Scirpées déjà étudiées. Elle se sépare très nettement de l'*Eriophorum vaginalum* L. (mégarchétype II) et diffère notablement de l'*Eriophorum angustifolium* Honck. (mégarchétype

Source : MNHN, Paris

III et IV) (**12-13**). Dans l'étage *m*, elle présente cependant, de façon sporadique, deux modalités de cloisonnement rencontrées dans cette dernière espèce.

Dans la tribu, le mode de développement le plus proche de celui d'*Ascolepis* est celui du *Scirpus maritimus* L. (**9**). Cette dernière espèce est cependant moins évoluée qu'*Ascolepis capensis;* son embryogenèse présente en effet de fréquentes variations archaïques dans la segmentation des quadrants, un retard important de *ca* sur *cb* dans les premières générations et un suspenseur important.

Parmi les tribus voisines, des caractères évolutifs d'un niveau comparable à celui d'*Ascolepis* se rencontrent chez *Cyperus fuscus* L. (**15**). Dans les premières générations, la prédominance de *ca* sur *cb* est semblablement marquée chez ces deux espèces. Elles ne présentent pas (*Cyperus*) ou pratiquement pas (*Ascolepis*) de variations archaïques dans la segmentation des quadrants et possèdent un suspenseur identique. L'embryon adulte est du même type. Seule, l'architecture de l'étage *m* diffère : elle présente chez *Ascolepis* des variations souvent archaïques ou, plus rarement, évoluées (cloisonnements obliques du type « verre de montre ») qui ne se rencontrent pas chez *Cyperus*. Mais avec A. Lebégue (**21**), nous pensons qu'il faut subordonner entre eux les différents critères d'évolution et leur accorder moins de valeur quand il s'agit de territoires peu importants pour l'embryogenèse. Les modalités d'édification de l'étage *m* signalées chez *Ascolepis* n'influent pas sur les destinées de l'étage. Elles ne traduisent que des variations accessoires, certes utilisables, mais qui ne peuvent annuler les rapprochements que nous avons soulignés auparavant. En effet, l'étage des quadrants édifie pratiquement tout le corps embryonnaire alors que l'étage *m* engendre les initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire, la plupart du temps non fonctionnelles, et la coiffe.

Jadis classé dans les Hypolytrées (**22**), *Lipocarpha* est rangé dans les Scirpées par Bentham et Hooker, Clarke, Hutchinson, Schultze-Motel (**1, 4, 8, 26**). Récemment, Koyama l'a inclus dans le genre *Cyperus* (**18**). Van der Veken estime ce transfert arbitraire (**29**) et J. Raynal déclare cette fusion inacceptable (**25**).

Le développement du jeune sporophyte chez *Lipocarpha chinensis* est assez voisin de celui d'*Ascolepis capensis* : période, mégarchétype et série sont les mêmes; il se rapproche cependant plus de celui de *Cyperus fuscus* par l'absence totale de variations dans les quadrants. L'embryon adulte et le suspenseur sont également du type *Cyperus*. Les variations rencontrées dans l'étage *m* ne présentent jamais de caractère archaïque (tendance au type *Eriophorum angustifolium*) mais aboutissent à un isolement plus précoce des initiales de position de l'écorce au sommet radiculaire. Ainsi, le niveau évolutif du *Licocarpha chinensis* nous semble-t-il plus élevé que chez *Ascolepis capensis*; il est encore plus éloigné de *Scirpus* et proche de *Cyperus*.

Source : MNHN, Paris

Dans la tribu des Cypérées, *Mariscus* est unanimement rangé à côté du genre *Cyperus* ou y est inclus. Le développement du *Mariscus Sieberianus* est très voisin de celui du *Cyperus fuscus ;* il s'en rapproche encore plus que le *Lipocarpha chinensis* par la fréquence restreinte des variations en m.

Dans certains travaux récents, la tribu des Hypolytrées est généralement considérée comme la plus primitive des Cypéracées et les relierait aux Pandanales (**7**, **17**).

Comme la majorité des représentants de la famille, l'*Hypolytrum heteromorphum* appartient à la première période et au mégarchétype IV; cette Hypolytrée ne présente pas de variations archaïques (retard dans l'apparition du dermatogène) dans la segmentation des quadrants comme le *Scirpus maritimus* par exemple. Seuls, les blastomères issus de *cb* montrent des caractères relativement peu évolués : l'étage m présente quelques cloisonnements du type *Eriophorum angustifolium* mais n'édifie pas d'initiales fonctionnelles, son importance est marquée dans les premières générations; le suspenseur est très massif. Les processus de segmentation et les destinées relatives des différents blastomères n'expriment pas des caractères particulièrement primitifs. A cet égard, on rencontre parmi les autres tribus, chez les Scirpées, dans le genre *Eriophorum* par exemple, des modalités de développement qui se rapportent à des mégarchétypes moins évolués (II et III). Au point de vue floral, on peut rappeler que le genre *Hypolytrum* est considéré comme un des plus évolués de la tribu, l'embryogenèse traduirait alors cette position.

Par contre, l'absence de différenciation du point végétatif dans la graine mûre et apte à la germination peut être considérée comme un indice de moindre évolution qui, jusqu'ici, a été rencontré uniquement dans cette tribu. L'embryon adulte présente ainsi un *aspect* voisin de celui des Juncacées. Dans cette famille, le jeune sporophyte reste droit, conserve longtemps une fente cotylédonaire étroite et profonde, située relativement près de l'étage *m*, avant de différencier le point végétatif dans la graine (*Luzula pilosa* (**14**), *Luzula multiflora* Lej. non publié). Quelques joncs montrent aussi un embryon non différencié dans la graine mûre (**20**). C'est aussi le cas des Pandanacées (**3**) chez les Pandanales, au sens de Wettstein (**30**), alors que les Typhacées et les Sparganiacées possèdent un embryon bien différencié (**2**, **6**, **28**). Si la morphologie de l'embryon adulte est comparable chez certaines Juncacées et chez les Hypolytrées, les processus fondamentaux du développement ne permettent pas de rapprocher plus *Hypolytrum heteromorphum* des Juncacées par exemple que des Sparganiacées-Typhacées. En effet, chez ces trois familles, comme chez cette espèce et la plupart des Cypéracées, l'embryogenèse présente les mêmes caractères essentiels. L'absence de données sur le développement des Pandanacées rend impossible toute comparaison entre Hypolytrées et *Pandanus* sur le plan fondamental de l'embryogenèse.

Dans le genre *Mapania*, l'embryon présente les mêmes aspects essentiels que chez *Hypolytrum*. Nous n'avons pu vérifier l'aptitude des

Source : MNHN, Paris

graines à la germination mais il est presque certain que les jeunes sporophytes figurés en 7 et 11 montrent l'ultime stade de développement atteint par l'embryon pendant sa vie intraséminale. Ils proviennent en effet de graines prêtes à être disséminées, morphologiquement mûres, bien différenciées et pigmentées.

Pour un même stade de développement, les embryons de *Mapania* que nous avons pu examiner se distinguent de ceux d'*Hypolytrum* par leur extrême différenciation cytologique. Ils possèdent en effet de grandes cellules fortement vacuolisées (fig. 3 et 8).

Le *Mapania Linderi* rappelle encore plus les Juncacées par son étage *m* peu développé et son suspenseur bicellulaire. Ce caractère pourrait faire penser à un degré d'évolution plus avancé que pour *Hypolytrum*. Par contre, le *Mapania Coriandrum* qui montre un étage *n* très développé semble être moins évolué que les deux autres Hypolytrées étudiées dans ce travail. La faible quantité des stades examinés ne peut cependant nous permettre de situer avec assez de certitude le niveau évolutif des deux espèces de *Mapania*.

Le nombre restreint d'embryons observés chez le *Scleria verrucosa* autorise difficilement des conclusions définitives. Dans les quelques figures de la planche 8 deux points importants sont à noter : d'une part la présence d'une tétrade morphologiquement en B_2 (fig. 1) dont la membrane oblique est encore visible dans la figure 8, et d'autre part la fréquence assez élevée des octants superposés, par rapports au nombre d'embryons observés.

La conjonction de ces deux faits rapproche le développement du *Scleria verrucosa* de celui du *Kobresia Bellardii* (All.) Degld. qui présente parfois une tétrade morphologiquement en B_2 et souvent des octants superposés (**12** et non publié). Le *kobresia Bellardii* nous semble ainsi embryogéniquement plus proche de *Scleria verrucosa* que de *Carex arenaria* L. (**12**, **16**) ou d'autres *Carex* que nous avons étudiés.

CONCLUSION

Le développement des sept espèces examinées dans ce travail permet de distinguer trois groupes.

Le premier rassemble les Hypolytrées. Il est marqué par l'absence de différenciation dans l'embryon adulte.

Le deuxième est constitué par *Ascolepis capensis*, *Lipocarpha chinensis* et *Mariscus Sieberianus*. Rangées habituellement dans les Scirpées, les deux premières espèces présentent des niveaux évolutifs éloignés de ceux des représentants de la tribu étudiés à ce jour. Elles se rapprochent plus ou moins du degré d'évolution rencontré chez *Cyperus fuscus*. *Mariscus Sieberianus* et *Cyperus fuscus* montrent une embryogenèse très voisine.

Source : MNHN, Paris

Le troisième groupe contient seulement le *Scleria verrucosa*. Son développement rappelle celui du *Kobresia Bellardii*.

Ainsi se trouvent confirmées et précisées certaines tendances actuelles de la classification des Cypéracées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BENTHAM G. et HOOKER, J. D. — Genera Plantarum, **3**, Londres (1883).
2. CAMPBELL, D. H. — Studies on the flower and embryo of *Sparganium*, Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 3, **1** : 291-328 (1899).
3. — The embryo sac of *Pandanus*, Ann. Bot. **25** : 773-789 (1911).
4. CLARKE, C. B. — New Genera and species of *Cyperaceae*, Kew Bull, Add. ser., **8** : 1-196 (1908).
5. GUIGNARD, J. L. — Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd. C. R. Acad. Sc. Fr. **252** : 2125-7 (1961) et Ann. Sc. nat. Bot., ser. 12, **2** : 560-2 (1961).
6. GUTTEMBERG, H. von. — Embryologische Studien an Monokotyledonen. 3. Die Embryogenese von *Triglochin maritimum*, *Arum maculatum* und *Typha latifolia*, Flora **149** : 243-81 (1960).
7. HOLTTUM, R. E. — The spikelet in *Cyperaceae*, Bot. Rev. **14** : 525-541 (1948).
8. HUTCHINSON, J. — The families of Flowering plants, Monocotyledons, ed. 2, Oxford (1952).
9. JUGUET, M. — Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Scirpus maritimus* L., C. R. Acad. Sci. Fr., D, **263** : 1710-13 (1966).
10. — Polyembryonie chez le *Carex arenaria* L., Bull. Soc. bot. Fr. **113** : 448-52 (1966).
11. — Polyembryonie chez le *Kobresia Bellardii* (All.) Degld., Bull. Soc. Bot. Fr. **114** : 277-79 (1967).
12. — Observations embryogéniques chez les Cypéracées et les Juncacées, 93e Congrès des Sociétés Savantes, Tours (1968). Sous presse.
13. — Développement de l'embryon chez l'*Eriophorum angustifolium* Roth. Bull. Soc. bot. Fr. **116** : 137-143 (1969).
14. — Embryogénie des Juncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula pilosa* (L.) Willd., C. R. Acad. Sci. Fr., D, **268** : 3036-39 (1969).
15. — Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus fuscus* L., C. R. Acad. Sci. Fr., D, **270** (1970). Sous presse.
16. — et LEBÈGUE, A. — Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Carex arenaria* L. C. R. Acad. Sci. Fr., D, **262** : 1844-7 (1966).
17. KERN, J. H. — New look at some *Cyperaceae* mainly from the tropical standpoint, Advancement of Science **19** : 141-8 (1962).
18. KOYAMA, T. — Some Transfers of Names related to *Cyperaceae*, Bot. Mag., Tokyo **73** : 438 (1960).
19. — Classification of the family *Cyperaceae*, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. III : Bot. **8** : 37-148 (1961).
20. LAURENT, M. — Recherches sur le développement des Joncées, Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 8, **19** : 97-194 (1904).
21. LEBÈGUE, A. — Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones Dialypétales; Ann. Sc. nat. Bot., ser. 12, **13** : 1-160 (1952).
22. LINDLEY, J. — A natural system of Botany, Londres (1836).
23. PATEL, C. M. et SHAH, C. K. — The life history of *Cyperus niveus* Retz. Vidya (J. Gujarat Univ.) **5** : 149-158 (1962).
24. PAX, F. — *Cyperaceae*, in ENGLER (A.) et PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamilien, éd. 1, **2**, 2, Leipzig (1887).
25. RAYNAL, J. — Notes cypérologiques : VII. Sur quelques *Lipocarpha* africains, Adansonia, ser. 2, **7** : 81-87 (1967).
26. SCHULTZE-MOTEL, W. — *Cyperaceae*, in ENGLER, Syllabus der Pflanzenfamilien, **2** : Berlin (1964).
27. SHAH, C. K. — Embryogeny in some *Cyperaceae*, Phytomorphology **15** : 1-8 (1965).
28. SOUÈGES, R. — Embryogénie des Typhacées. Développement de l'embryon chez le *Sparganium simplex* L., C. R. Acad. Sci. Fr. **179** : 198-200 (1924).
29. VAN DER VEKEN, P. — Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceae Cyperoideae*, Bull. Jard. Bot. Etat, Belg. **35** : 285-354 (1965).
30. WETTSTEIN, R. — Handbuch der Systematischen Botanik, Leipsig (1935).
31. SCHNEIDER, M. — Untersuchungen über die Embryobildung und-entwicklung der Cyperaceen). Beih. bot. Centr. **49** : 649-674 (1932).

Source : MNHN, Paris